

## I. ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ (НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ) ЖИВОТНЫХ

### О НАСЛЕДУЕМОСТИ РЕАКЦИИ ТОРМОЖЕНИЯ ОТКЛАДКИ ЯЙЦА У КУР

*Л. А. Алексеевич*

В поведении животных важную роль играет внешнее торможение, т. е. задержка осуществления реакции животного вследствие сопряженного торможения нервных центров. В связи с этим представляет интерес генетическое исследование внешнего торможения для решения ряда проблем физиологии поведения, медицины и животноводства.

В ряде работ показано, что изменение обычного стереотипа содержания животных приводит к нарушению нормального осуществления безусловных рефлексов, что у сельскохозяйственных животных может быть причиной снижения их продуктивности (Савватеев, 1954; Бокй, 1959; Карапетян и Аршакян, 1959; Кокорина, 1959). Мы исследовали время задержки откладки яйца курицей при изменении обстановки яйцекладки. Для решения вопроса о генетической детерминации поведенческих признаков применяют два метода: во-первых, отбор на определенную степень выраженности признака с последующим скрещиванием полученных линий (Крушинский, 1959, 1966; Холл, 1960; Федоров, 1966; Fuller a. Thompson, 1960) и, во-вторых, сравнительно-генетическое изучение сложившихся линий, пород и видов, поскольку отбор по одним признакам мог в порядке коррелятивной изменчивости привести к изменению ряда других признаков, в частности, затрагивающих нервную систему (Лобашев и др., 1962; Головачев, 1964; Пономаренко и др., 1964).

Анализ реакции торможения откладки яйца при изменении стереотипа яйцекладки (методика определения внешнего торможения, Савватеева, 1954) у двух пород кур (леггорн и австралорп) позволил сделать вывод о наследственном характере изучаемой реакции (Алексеевич, 1963а). Результаты межпородных реципрокных скрещиваний позволяют полагать, что относительно кратковременная задержка откладки яйца, условно названная слабой реакцией торможения, является рецессивным признаком и что исследуемая реакция генетически определяется небольшим числом факторов (Алексеевич, 1963б, 1964). Полученные данные свидетельствуют о возможности эффективного отбора по показателям внешнего торможения. Поэтому мы приступили к выведению линий, различающихся по реакции торможения откладки яйца. Создание линий, различных по степени проявления данного поведенческого

признака, планировалось для проведения генетического анализа. Однако уже в процессе селекции возможно получение некоторых данных о закономерностях наследования путем анализа наследуемости признака. Это направление получило широкое развитие в изучении наследования количественных признаков, в том числе и поведенческих (Fuller а. Thompson, 1960; McCleagп, 1961).

В общей форме наследуемость определяется как отношение генетической дисперсии, являющейся показателем разнообразия генетической информации, идущей от родителей к детям, к фенотипической дисперсии — показателю общего фенотипического разнообразия признака в поколении детей. Существуют разнообразные способы определения коэффициента наследуемости, которые позволяют оттенить разные аспекты наследуемости признака.

В данном сообщении приводится анализ наследуемости реакции торможения откладки яйца по результатам однократного отбора в противоположных направлениях. Материалом для селекции послужила популяция легоггров, где был обнаружен полиморфизм по изучаемому признаку. В 1962 г. было начато выведение линий на сильную (+ вариант) и слабую (- вариант) реакцию торможения яйцекладки. Генетическое исследование особенностей нервной деятельности затруднено тем, что само проявление поведенческой реакции зависит от многих факторов (Крушинский, 1959, 1960; Холл, 1960). Поэтому в каждом варианте селекции были заложены три линии. Поскольку изучаемый признак ограничен полом и может быть непосредственно определен только у кур, оценка петухов производилась по показателям торможения их полных сестер.

Результаты отбора по реакции торможения, определенной в начале сезона яйцекладки, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Результаты однократного отбора по реакции торможения откладки яйца (в часах)

№ петухов	Индексы реакции торможения у петухов	Реакция торможения у матерей	Реакция торможения у дочерей	Число дочерей
6526	2,5	1,9	5,3	14
2583	2,3	2,9	3,6	7
2523	2,5	2,1	2,5	19
6538	8,4	15,6	8,5	7
4116	6,6	10,4	7,6	2
7601	9,8	14,0	4,8	9

Влияние генетической информации, идущей от отцов, вычленили методом дисперсионного анализа, где в качестве градаций фактора были взяты генотипы отдельных петухов, а за результативный признак — разница между показателями дочерей и матерей, так как был проведен неравномерный подбор матерей. Другими словами, мы определяли пятый показатель наследуемости по Н. А. Плохинскому (1964).

Дисперсионный анализ показал наличие достоверных генотипических различий между петухами ( $h^2=0,47$ ;  $P<0,001$ ). Это означает также, что частные средние, полученные по каждому петуху, дают представление о генотипических особенностях их в отношении изучаемого признака.

Коэффициент наследуемости можно также определять как соотношение между отклонениями от средних показателей, наблюдаемых у родителей и их потомства (реализованная наследуемость). В нашем

случае возможно вычисление коэффициента наследуемости при селекции в противоположных направлениях. Эффект селекции зависит от коэффициента наследуемости и селекционного дифференциала, и эта зависимость выражается формулой

$$\Delta g = h^2 i,$$

где  $\Delta g$  — эффект селекции, т. е. отклонение показателей потомства от среднего для родительской популяции;  $h^2$  — коэффициент наследуемости;  $i$  — селекционный дифференциал, т. е. отклонение показателей родителей от среднего для популяции в целом. Отсюда

$$h^2 = \frac{\Delta g}{i}.$$

Эффективность селекции в обоих вариантах сравнивается со средней величиной реакции торможения в исходной популяции, составляющей 6,3 ч. Как показывают данные табл. 2, при примерно одинаковом

Таблица 2

Эффективность селекции по показателям реакции торможения (в часах) в противоположных направлениях

Направление селекции	Показатели торможения у матерей	Индексы торможения у отцов	Селекционный дифференциал	Показатели торможения у дочерей	Эффект селекции	Коэффициент наследуемости
— вариант	2,2	2,3	-4,0	3,7	-2,6	0,65
+ вариант	13,9	7,8	+4,6	6,5	+0,2	0,07

селекционном дифференциале эффективной оказалась только селекция на слабую реакцию торможения, эффективность селекции на сильную реакцию торможения практически равна 0. Соответственно и коэффициент наследуемости в — варианте селекции в 9 раз выше рассчитанного по результатам селекции в другом направлении. Полученные данные свидетельствуют о том, что, очевидно, доля наследственной изменчивости, обусловленной аддитивным действием генов, очень мала в определении фенотипического разнообразия изучаемого признака. Значительную роль здесь играет явление доминирования.

Таким образом, результаты селекционного эксперимента на материале одной породы, т. е. генетически более однородном, чем разнородный, подтверждают полученный по данным межпородных реципрокных скрещиваний вывод о том, что слабая реакция торможения является рецессивным признаком. Именно в силу этого однократный отбор в сторону снижения показателей торможения оказался эффективным.

Интересно проанализировать изменчивость показателей реакции торможения откладки яйца в каждом варианте селекции. Пределы варьирования примерно одинаковы в обоих вариантах селекции. При этом довольно четко выявляется распределение кур по двум классам, обнаруженным у леггорнов. Различие в средних показателях по вариантам отбора складывается за счет разного соотношения кур отнесенных двух классов (табл. 3). Статистическая обработка данных показала, что соотношение кур со слабой и сильной реакцией торможения в — варианте селекции достоверно отличается от такового в + варианте ( $P < 0,05$ ) и в родительском поколении ( $P < 0,001$ ). Отбор на сильную реакцию торможения не привел к какому-либо сдвигу в соотношении

Таблица 3

**Характер расщепления по показателям реакции торможения  
в селектируемых группах**

Группа кур	Число кур		Соотношение кур со слабой и сильной реакциями торможе- ния
	со слабой реак- цией торможения	с сильной реак- цией торможения	
Исходная популяция . .	46	29	1,6:1
-- вариант . . . . .	35	5	7,0:1
+ вариант . . . . .	11	7	1,6:1

двух классов кур по сравнению с родительской популяцией. Очевидно, показатели реакции торможения в ряде случаев обусловлены не генотипическими особенностями животных, а изменением их функционального состояния в момент опыта под влиянием неконтролируемых факторов. Большой процент кур со слабой реакцией торможения в группе кур, селектируемых на усиление этой реакции, наводит на мысль о возможной пониженной жизнеспособности особей, гомозиготных по факторам сильной реакции торможения. Проверка этого предположения по мере накопления материала может внести коррективы в вычисленные коэффициенты наследуемости.

### ВЫВОДЫ

1. Однократный отбор по показателям реакции торможения откладки яйца в противоположных направлениях привел к существенному расхождению селектируемых групп леггорнов ( $P < 0,05$ ).
2. Эффективность отбора оказалась различной в минус- и плюс-вариантах. Реализованная наследуемость составила соответственно 0,65 и 0,07.
3. Слабая реакция торможения наследуется по типу рецессивного признака.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеевич Л. А. 1963а. Вестник ЛГУ, 3: 133—139.  
 Алексеевич Л. А. 1963б. Вестник ЛГУ, 15: 133—140.  
 Алексеевич Л. А. 1964. Изучение изменчивости и характера наследования реакции торможения откладки яйца у кур. Автореф. канд. дисс. Л.  
 Бокий Д. Н. 1959. «Птицеводство», 7: 13—14.  
 Головачев Г. Д. 1964. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2: 3—7.  
 Каралетян С. К., А. В. Аршакян. 1959. Всесоюз. совещ. по физиол. и биол. с.-х. животных. Тез. докл.: 16—17.  
 Кокорина Э. П. 1959. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 8: 46—50.  
 Крушинский Л. В. 1959. Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 64, 1: 105—117.  
 Крушинский Л. В. 1960. Формирование поведения животных в норме и патологии. Изд. МГУ.  
 Крушинский Л. В. 1966. В кн.: Актуальные вопросы современной генетики, 281—301.  
 Лобашев М. Е., Р. Ю. Касимов, В. Г. Маршин. 1962. Изв. АН СССР, сер. биол., 1: 56—69.  
 Плохинский Н. А. 1964. Наследуемость. СО АН СССР. Новосибирск.  
 Пономаренко В. В., В. Г. Маршин, М. Е. Лобашев. 1964. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2: 8—20.  
 Савватеев В. Б. 1954. Журн. общ. биол., 15, 2: 128—137.  
 Федоров В. К. 1966. Журн. высш. нервн. деят., 16, 1: 36—51.  
 Холл К. С. 1960. В кн.: Экспериментальная психология. М., ИЛ: 405—436.  
 Fuller J. L. and W. R. Thompson. 1960. Behaviour Genetics. N. Y. — L., John Wiley and Sons.  
 McClearn G. E. 1961. J. Comp. Physiol. Psychol., 54, 6: 674—676.